

# 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系

钦俊德, 王琛柱

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

**摘要:** 昆虫与植物是陆地生物群落中最为重要的组成部分, 二者间的相互作用是多方面的, 其中最为重要的是昆虫选择植物作为食物和生长场所、昆虫为植物传授花粉两方面。该文集中讨论这两方面的相互作用有哪些因素与进化有密切的关系。植食性昆虫根据其寄主植物范围, 通常分为专食性(寄主范围窄)和广食性(寄主范围广)。从生态关系来看, 广食性的取食行为比专食性的更为有利, 但实际情况却与此相反, 统观植食性昆虫的取食行为, 有向专食性演化更为普遍的倾向。专食性发展有利于提高昆虫对寄主植物的选择效率, 还可缓和天敌作用所造成的压力。根据昆虫与植物相互作用的特点, 目前已提出很多昆虫与植物的进化理论, 包括成对的协同进化、弥散的协同进化、群落的协同进化以及顺序进化。在昆虫对寄主植物的选择中, 以植物对昆虫的影响较昆虫对植物的影响更为重要, 称为顺序进化是适宜的; 昆虫为被子植物传授花粉造成互惠共生, 其中的进化关系应称为协同进化。

**关键词:** 昆虫与植物的关系; 寄生植物选择; 传粉; 协同进化

**中图分类号:** Q965   **文献标识码:** A   **文章编号:** 0454-6296(2001)03-0360-06

昆虫与植物是陆地生物群落中最为重要的组成部分。它们的相互作用是多方面的, 并按各自的种系发育史和地理分布而不同<sup>[1]</sup>。值得探讨的问题很多, 一般都与进化有关。本文目的在于讨论有哪些相互作用对于昆虫与植物种系的进化最为重要, 其中包含哪些内容。

作为昆虫主要寄主的被子植物起源于中生代的白垩纪早期, 距今约一亿五千多万年, 现有种类为 235 000 左右。昆虫在地球上出现的时间更早, 早在古生代的泥盆纪, 距今约三亿五千万年。它们现在的种类尚缺乏准确可靠的数计, 估计在 100 万种以上。在昆虫纲的 29 个目中, 只有 9 个目是以被子植物为食的。但植食性昆虫的种类很多, 总数在 36 万以上, 约占动植物已知种类总数的 26%。各目昆虫种类数目差异很大, 例如起源于晚白垩纪的鳞翅目估计有 165 000 种, 但起源更早(石炭纪)的直翅目只有 20 000 多种<sup>[2]</sup>。它们新种形成的速度显然有很大的差别, 而且与被子植物相互作用的方式也颇不相同。这种情况对于揭示动植物进化的规律, 很有参考价值。

昆虫与植物的关系, 以营养、栖息和运输三者最为重要。昆虫从植物获得食料是最原始的生态关系。但植物为昆虫提供生境同样是重要的, 除影响昆虫对食物的选择外, 还对昆虫有生态保护作用。昆虫具有发达的感觉作用和活动能力, 而植物本身不会移动, 靠昆虫运输种子和花粉, 是一个互惠共生的重要环节。植物所含营养成分的质和量及种类繁多的次生代谢产物, 对昆虫选择食物的活动有很大的影响。这些都是昆虫与植物相互作用的重要接触面,

所以影响进化最为重要的反应是昆虫选择植物作为食物和生长场所，及昆虫为植物传授花粉。以下将讨论这两方面的相互作用有哪些因素与进化有密切的关系。

## 1 昆虫对寄主植物的选择

昆虫从植物获得营养物质的方式，主要是采食或寄生。前者的例子，如收获蚁 *Veromessor pergandei* 采食某些草本植物的种子，地老虎 *Agrotis* spp. 采食植物的幼苗等。后者是昆虫生活在植物上，非但从植物获得营养物质，并占领植物形成的小生境，作为生活场所。它们或终生寄生在植物的外表或内部的器官组织中，成为寄生物（parasite），例如小蠹寄生于松树，或在生活史的一定阶段寄生在植物上，以后自由生活，与寄生蜂或寄生蝇所形成的类寄生物（parasitoid）颇为相似，例如很多鳞翅目和双翅目的种类。昆虫因有发达的感觉作用和很强的活动能力，对于植物的种类或其器官组织有主动的选择作用。有少数昆虫种类只选择一种植物取食，如三化螟专有害水稻，是单食性昆虫。有的可取食数种植物，如烟青虫为害茄科植物，称为寡食性昆虫。有的可取食多种植物，如棉铃虫，称为多食性昆虫。总的来讲，昆虫按其取食植物范围的大小，可分为专食性（包括单食性和寡食性）和广食性。这种取食行为有系统发育史的根源，并且也反映个体的经历或学习的背景。现在要谈的问题是，这种行为对昆虫的种下分化和植物的进化有什么关系。

植物以本身的理化特性影响昆虫取食的行为，大体可分引诱和抗拒两个方面。而它们所含的次生代谢产物及营养成分的质和量起着决定性作用。这些成分随着植物的生长阶段常有起伏变化。昆虫既有专食性和广食性的不同，从生态关系来看，广食性的取食行为似乎比专食性的更为有利。可是实际情况却与此相反，统观植食性昆虫的取食行为，有向专食性演化更为普遍的倾向<sup>[3]</sup>。这是什么缘故？

对此问题的解释有好些理论和证据。例如：向专食性发展可缓和昆虫的种间竞争<sup>[4,5]</sup>，或提高对植物次生物质的解毒能力<sup>[6]</sup>等等。但最有说服力的是有关昆虫神经系统和感觉作用的特点，及在自然情况下生态关系中天敌作用所造成的压力<sup>[3]</sup>。

植食性昆虫对寄主植物的选择，依赖灵敏的感觉作用，包括视觉、嗅觉、味觉和触觉。对不同种类植物所含的次生代谢产物能准确识别，对有毒的次生物质借本身的酶系进行解毒。对植物外表的物理性状也能区别。它们选择适宜的寄主植物，必定通过植物对它们的信号刺激的反应来完成的。如果它们借遗传所规定的信号感觉模式已探测某些植物符合这种模式，它们便很快确定作为食料的植物种类，完成了寄主植物的选择。如果寄主植物的信号不明确，或是多种多样，那么选择适宜的寄主植物便须经历较多的曲折，延长了试探的时间，对觅食的昆虫是不利的，因这时易受天敌如寄生蜂、捕食昆虫及其它动物的攻击，使种群数量下降。适宜的寄主植物对昆虫能起较好的隐蔽作用，这从野外观察的很多例子中获得证明<sup>[7]</sup>。专食性昆虫在选择寄主植物时，其准确性和效率超过广食性昆虫。专食性昆虫能通过寄主植物的信号刺激，更快更准确地找到适宜的寄主植物，而广食性昆虫因寄主植物的信号不及专食性昆虫的专一和明确，须费较多时间而降低效率。在自然选择中为了克服多食性昆虫的这种缺点，故有向专食性发展的趋势。对自然环境中的实地观察表明，人们对于广食性昆虫食性的认识尚不完全。如蝗虫、棉铃虫等广食性昆虫，它们对食料植物仍有选择的特点，只不过对

某些有抗拒作用的植物次生物质, 没有象专食性昆虫那样敏感而已。所以植食性昆虫的食性特化是在这样的生理、生态背景下产生的。

从昆虫与种子植物起源的历史来看, 昆虫比种子植物早。那么从进化的角度来看, 昆虫对植物的作用是否要比植物对昆虫的作用大呢? 它们各以对方作为自然选择的因素, 究竟哪一方更占优势? 这些问题值得思索。

1964年 Ehrlich 和 Raven 根据对蝴蝶与其寄主植物的关系的研究, 提出协同进化 (coevolution) 的理论<sup>[8]</sup>。他们推断, 种子植物通过偶然的遗传突变与基因重组, 产生一系列的次生代谢产物。这些成分使植物不为昆虫所嗜食, 免于虫害, 因此产生新的生态位 (niche), 昆虫需有新的适应性方能占领这些生态位。昆虫种群中的遗传性如有突变或基因重组, 它们可因自然选择的压力而进入植物新形成的生态位, 并开始种系分化。结论是动植物生态联系多样性的形成, 是自然选择的普遍压力作用的结果, 就昆虫与植物来讲, 它们相互接触面是协同进化主要的反应领域。赞成此理论的学者同意昆虫食性的特化, 是由成对的相互交叉的作用因素所形成的。反对此理论的学者认为植物产生新的次生代谢产物不一定可使植物免于虫害, 因为有些次生代谢产物反而对某些昆虫种类有引诱作用。例如菜青虫、小菜蛾等对十字花科植物所含芥子油苷的嗜食性。植物产生次生代谢产物并不能使其抗虫性经常提高, 进入植物新产生的生态位的昆虫, 并非由竞争食物的压力所造成的。所以昆虫对寄主植物的选择与适应, 与高等动物中的内寄生动物、植物的病原微生物以及传粉昆虫的情况不同。Thompson 验证, 昆虫与寄主植物成对的协同进化并未获得肯定的结果<sup>[9]</sup>。一个难于解决的问题是, 一种昆虫与其寄主植物成对的相互作用, 是否也会波及群落中其它的昆虫与植物, 由此产生弥散性的影响, 而限于某些昆虫与其寄主植物成对的关系。于是有人提出弥散的协同进化理论<sup>[10]</sup>, 认为其中某一类产生改变, 必然影响群落中很多其它的种类。可是一种昆虫与其寄主植物协同进化尚且难于验证, 在自然情况下群落中多种类的协同进化更难于获得证实。此外, 还有人提出群落的协同进化理论 (community coevolution), 认为群落中的不同种类的相互作用非常密切, 其中之一发生变化必然会影响到其它的种类<sup>[11]</sup>。可是这种假设仍然无法获得证明。事实上当群落中有新的种类进入后, 无论是昆虫还是植物, 对群落的结构都不会起很大的变化<sup>[12]</sup>, 说明它不会影响群落中其它种类的演化, 这和所提出的假设结果不相符合。目前的证据说明植食性昆虫食性的改变, 例如转移到新的寄主植物上生活, 两者之间往往没有进化上的关系。但气候的变化有时对昆虫与植物所形成的群落倒会产生明显的影响。

1976年匈牙利 Jemy 教授提出顺序进化 (sequential evolution) 的理论, 又称顺序建群 (sequential colonization), 认为植食性昆虫的进化是跟随着植物的进化而进行的, 它们并不明显地影响植物的进化<sup>[13]</sup>。植食性昆虫种系的辐射适应, 在时间上并不由植物次生物质的多样性所决定。昆虫种系的分化早在陆生植物出现之前, 这也说明植物对昆虫的选择性压力要比昆虫对植物的选择性压力大得多。植物可促成昆虫新种的形成, 而植食性昆虫对植物的新种的形成似乎无能为力。对实际例子的观察, 见到这种现象的出现, 在进化的时间表上是大为延缓的。羊齿植物的蕨类可为起源很早的锯蜂取食, 也可为起源较晚的鳞翅目幼虫取食, 但它们都没有改变蕨类的生物学特性。顺序进化理论强调植物识别机制的重要性, 而化学感觉是这种识别机制最重要的因素。所以可认为, 昆虫与植物的相互作用引起协同进化的步骤是, 昆虫的遗传改变了昆虫对植物的识别机制, 而生态因素的自然选择作用, 决定昆虫这种基因型

的变化能否继续维持下去。如果能，则营养和代谢因素进一步的适应，使昆虫巩固与新寄主植物的关系。

## 2 昆虫为植物传授花粉所起的作用

大约 2/3 的种子植物是由昆虫传授花粉的。植物为昆虫提供含糖 50% 的花蜜、含蛋白质 15% ~ 30% 的花粉，以及其它有用的物质。传粉昆虫和被子植物互惠共生的关系，早在 19 世纪达尔文时代已被认识到了。达尔文从 1838 年开始，已体会到异花授粉对被子植物的重要性，反映于杂交在保持物种类型的稳定上起着不可或缺的作用<sup>[14]</sup>。他理解到自然选择怎样塑造花的构造，使之适合异花受精，而昆虫在此过程中起着关键性的作用。后来他又认识到被子植物为什么能够在中生代白垩纪晚期发展起来的原因，认为与昆虫传授花粉的活动是分不开的。

在昆虫纲中，主要有 4 个目有传粉作用的昆虫种类，包括鞘翅目、双翅目、鳞翅目和膜翅目。与种子植物显示协同进化、被研究得最多的是蜜蜂。根据我国昆虫化石的发现，蜜蜂与被子植物被认为起源于华北古陆的早白垩纪<sup>[15]</sup>，至今已有一亿年左右，当今它们之间的相互适应，是经长时间的进化形成的。被子植物的多样性，被认为与昆虫的作用有联系，因此两者之间有协同进化的关系。但这种协同作用不是对称的。传粉昆虫对被子植物有决定性的影响，如很多种系有辐射性的适应，但植物对昆虫进化的影响，如种下分化则不是很明显。最突出的协同进化的例子，是无花果 *Ficus* 与榕小蜂 *Blastophaga* 的关系<sup>[16]</sup>。无花果花序由花托形成杯状构造，顶端有小孔与外界相通，内壁着生单性花，雄花环生于进口处，雌花生在杯底。榕小蜂进入杯内繁殖。无花果属的不同种类均有各自专一的、高度特化的榕小蜂为之传粉。它们在胸部有储藏花粉的囊状构造，雌蜂在产卵时主动用腿拨出花粉完成传粉。传粉的效率很高。

蜜蜂高超的飞行能力和定向活动，使它与被子植物某些种类传粉造成恒定关系<sup>[17]</sup>。传粉时花也以形态和香味对蜜蜂发出信号，如开花时间延长会改变花的颜色和香味。曾观察到，有 77 种植物的花在开放后不同时间改变颜色<sup>[18]</sup>。实验证明，蜜蜂至少能区分 700 种不同的花香，而且花粉的香味与花香不同，蜜蜂可借花粉的气味来区分植物种类。传粉昆虫的活动促成花形的特化，如花瓣形成筒状等等。对于化石的观察，见到早期的原始花中雄蕊、雌蕊和花瓣的数量很多，并按螺旋形排列，如现在的玉兰花。以后发展成辐射对称，最后成为适合昆虫传粉的形状，包括花瓣和萼片的减少，花冠成为筒状，蜜腺移至基部，使只有口器长的昆虫能够吮吸花蜜。在白垩纪晚期以后，产生左右对称的花形，如豆科植物的花形，在第三纪早期的化石才被发现。花形特化的发展说明，膜翅目传粉昆虫与被子植物的相互作用到达新的阶段。

白垩纪晚期到第三纪早期，是被子植物新种类出现最快的时代，也是蜜蜂传粉出现和发展的时代，说明其中的因果关系。由蜜蜂传粉的植物在分类单元上有更大的发展，这在地区的调查中获得证明<sup>[15]</sup>。

适合蜜蜂传粉的植物，以兰科最为突出。这种单子叶植物种类繁多，约 25 000 种。它们的花粉形成花粉块 (pollinia)，并有可附着昆虫头部的粘夹。一个花粉块所含有的花粉，足以

使子房中大量的胚珠受精,以后形成极多的小种子。兰花有 60% 是由蜜蜂授粉的。最特殊的是,约有 1/3 的兰花种类并不产蜜,而是产生一种类似针尾蜂属的雌性信息素挥发性成分,以吸引雄蜂,花的形状很像雌蜂,并有毛茸,漫游的雄蜂便停在花上产生交配的动作。这种行为称为伪交配 (pseudocopulation)。这时花粉块附着于蜂体,蜂带着花粉块飞到另花时,便与此花的柱头相遇而传授花粉。这种现象是长期演化中形成的授粉适应性。兰科植物对膜翅目昆虫引起的伪交配现象<sup>[19]</sup>,除了发生于地中海沿岸的眉兰 *Ophrys* 外,报道的还有澳洲的隐柱兰 *Cryptostylis* 与姬蜂 *Lissapimpla* 的关系。

### 3 结论

以上讨论了昆虫与植物的关系中两种普遍而重要的相互作用,根据它们的特点检查了它们对昆虫和植物进化的影响。在昆虫对寄主植物的选择中,以植物的影响更为重要,所以称为顺序进化是适宜的。昆虫为被子植物传授花粉造成互惠共生,其中的进化关系应称为协同进化。

### 参 考 文 献 (References)

- [ 1 ] 钦俊德. 昆虫与植物的关系: 论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京: 科学出版社, 1987
- [ 2 ] Rentz D C E. Orthoptera (grasshoppers, locusts, katydids, crickets). In: Division of Entomology of CSIRO in Australia, the Insects of Australia, 2nd ed. Victoria: Melbourne Univ. Press, 1991. 369 ~ 393
- [ 3 ] Bernays E A. Why are there so many specialists among insect herbivores? Zesde voordracht gehouden ter herdenking van Prof. dr. de Wilde von de Landbouwniversiteit Wageningen, 1997
- [ 4 ] Gause A F. The Struggles for Existence. Baltimore M. D.: Williams & Walkins, 1934
- [ 5 ] Stewart A J A. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. Trends Ecol. Evol., 1996, 11: 233 ~ 234
- [ 6 ] Bernays E A. Relationships between deterrence and toxicity of plant secondary compound for the grasshopper *Sohistocerca americana*. J. Chem. Ecol., 1991, 17: 2 519 ~ 2 526
- [ 7 ] Veano R F, McClure M S eds. Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed System. New York: Academic Press, 1983
- [ 8 ] Ehrlich P R, Raven P H. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution, 1964, 18: 586 ~ 608
- [ 9 ] Thompson J N. The Coevolutionary Process. Univ. Chicago: Chicago Press, 1994
- [ 10 ] Fox L R. Diffuse coevolution with complex communities. Ecology, 1986, 69: 906 ~ 907
- [ 11 ] van Valen L. A new evolutionary theory. Ecol. Theory, 1973, 1: 1 ~ 30
- [ 12 ] Niteck M H ed. Biotic Crisis in Ecological and Evolutionary Time. New York: Academic Press, 1981
- [ 13 ] Jermy T. Insect-host plant relationships-coevolution or sequential evolution? Symp. Biol. Hung., 1976, 16: 109 ~ 113
- [ 14 ] Darwin C. The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom. London: John Murray, 1876
- [ 15 ] 洪友崇, 苗淑娟. 蜜蜂化石起源问题——兼探讨被子植物的起源问题. 北京自然博物馆研究报告 (第 51 期), 1993
- [ 16 ] Wiebes J T. Coevolution of figs and their insect pollinators. Am. Rev. Ecol. Syst., 1979, 10: 1 ~ 12
- [ 17 ] Grant V. The flower constancy of bees. Bot. Rev., 1950, 16: 379 ~ 398
- [ 18 ] Weiss M R. Floral color changes on cues for pollinators. Nature, 1991, 353: 227 ~ 229
- [ 19 ] Bor-Karlson A K. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). Photochemistry, 1990, 29: 1 359 ~ 1 387

## The relation of interaction between insects and plants to evolution

QIN Jun-de, WANG Chen-zhu

(Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

**Abstract:** Insects and plants are important components of the terrestrial biocommunities on the globe ; living together they perform diversified interactions including patterns of insectan trophic activity and mode of pollination. In this paper the relationship between these interactions and evolution is discussed. According to the breadth of hostplant range, phytophagous insects are usually classified into specialists (with narrow host range) and generalists (with broad host range). If the seemingly advantage to feed on many different plants by insects is considered, the generalists would be regarded to attain a higher level of evolution. However, a careful examination on the biocommunities in nature usually gives rise to the hard question of why there are so many specialists among insect herbivores. The explanation seems to lie in the higher efficiency of hostplant foraging and the ease of escaping or avoidance from natural enemies in the specialists. Plant adaptation to insect herbivory presumably would cause corresponding reactions in insects, leading to the proposals of coevolution theory. For hostplant selection by insects, several theories are proposed to clarify the present status as paired reciprocal, diffused and community coevolutions. The precedence of diversification of secondary metabolic chemicals in plants and the mutability and adaptation in insect sensory function as well as learning and memory also lead to the proposal of the theory of sequential evolution or colonization. In pollination the mutualistic adaptations between flowers and pollinator insects are manifested in convincing examples including the changing signalling cues from flowers as scents, colors in different plant species, and the blooming schedules, and the behavioral responses and structural modifications of the pollinator insects.

**Key words:** insect-plant relationship; hostplant selection; pollination; coevolution